Вехов Н. В. Биология массовых видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных в связи с антропогенным воздействием на тундровые водоемы: Автореф. дис.... канд. биол. наук.— М., 1979.— 18 с.
Вехов Н. В. Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. 2. Временные водоемы // Биол. науки.— 1980.— № 2.— С. 44—50.
Вехов Н. В. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cyclopoida и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн.— 1982.— **18**, № 2.— С. 18—25.
Вехов Н. В. Видовой состав низших ракообразных водоемов Полярного Урала // Биол. ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование. Второе региональное совещ. гидробиологов Урала: Тез докл.— Пермь, 1983.— Ч. 1.— С. 20—22.
Елина Г. А., Лебедева Р. М. Голоценовая динамика ландшафтных зон северо-запада Европейской части СССР // Развитие природы территори СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 148—154.
Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования.— Л.: Наука, 1969.— 279 с.
Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 154—162.
Покровская Т. Н. Некоторые особенности продуцирования и накопления органического вещества в озерах северных ландшафтов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах.— Новосибирск : Наука, 1975.— С. 90—95.
Последний ледниковый покров Европы.— М.: Наука, 1977.— 141 с.
Пырина И. Л., Гецен М. В., Вайнштейн М. Б. Первичная продукция фитопланктона озер Харбейской системы Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры.— Л.: Наука, 1976.— С. 63—76.
Рылов В. М. Пресноводные Calanoida СССР.— Л.: Главнаука, 1930.— 288 с.
Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии. Беспозвоночные.— М.; Л.: Наука, 1965.— С. 111—146.
Ekman S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der Nordschwedischen Hochgebirge // Zool. J. Abstract für Systematik.— 1904.— **21**.— S. 1—170.
Kiefer F. Frielebenden Copepoda.— Binnengewasser, 1978.— Bd. 26, teil 2.— 343 S.
Nauwerck A. Die verbreitung der Familie Diaptomidae Sars in Nordschweden // Arch. Hydrobiol.— 1980.— **89**, N 1/2.— S. 247—264.
Smirnov S. S. Über einige bemerkenswerte Copepoden aus dem Nordural // Zool. Anz.— 1930.— **87**, N 7/8.— S. 159—170.

Всесоюзный НИИ охраны природы
и заповедного дела Госкомприроды СССР (Москва)
Получено 06.01.86

УДК 594.3(477.8)

А. А. Байдашников

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Вертикальная поясность наземной малакофауны более или менее совпадает с вертикальной зональностью растительности. В Карпатах выделяют (Шеляг-Сосонко, Андриенко, 1985) следующие растительные пояса: предгорный пояс (450—550 м) с лесами из дуба обыкновенного и (местами) скального; нижний лесной пояс (до 1200—1300 м) с лесами из бука, пихты (в Закарпатье даже с чистыми бучинами) и выше ели; верхний лесной пояс (до 1500—1600 м) с еловыми лесами; субальпийский пояс (до 1800 м) с кустарниками ольхи зеленой, сосны горной и можжевельника сибирского; пояс альпийских лугов (выше 1800 м). В эту схему мы вложили собственные материалы, полученные на основании изучения наземной малакофауны Украинских Карпат и прилегающих территорий Закарпатья и Прикарпатья в 1982—1983 и 1985—1986 гг. (табл. 1). Литературные данные по вертикальному распределению наземной малакофауны этого региона весьма неполны (Bakowski, 1885).

Лесной тип растительности является основным в Карпатах. Поэтому подавляющее большинство моллюсков, населяющих коренные и условно коренные фитоценозы *, составляют обитатели лесов. Кальце-

* Вторичные растительные формирования населяют синантропы и виды, распространившиеся из-за образования искусственных редколесий и безлесных площадей (Байдашников, 1985).

фильные скаложилы, обитающие исключительно на сухих безлесных участках известняковых утесов (*Pupilla sterri, Truncatellina cylindrica, Granaria frumentum, Chondrina avenacea, Pyramidula rupestris, Clausilia dubia**), встречаются редко и отмечены лишь в некоторых пунктах нижнего и верхнего лесного пояса. В целом они не характерны для малакофауны Украинских Карпат и не проявляют определенной вертикальной приуроченности.

Растительность альпийских лугов за несколько столетий хозяйственной эксплуатации испытала значительные антропические перегрузки и почти лишена наземных моллюсков.

Карпатскую лесную малакофауну составляют, главным образом, эндемики Карпат, среднеевропейские горные и европейские лесные моллюски. С высотой роль эндемиков в малакокомплексах возрастает, и наоборот, в предгорьях увеличивается участие некоторых европейских лесных моллюсков, палеарктических и голарктических видов, которые выше в горах встречаются редко или отсутствуют совсем (табл. 1).

Черты вертикальной поясности карпатской малакофауне придает широкий набор моллюсков с определенной вертикальной приуроченностью. Вместе с тем от предгорий до субальпийского пояса распространены интерзональные виды и подвиды (табл. 1: № 21, 28, 30, 31, 41, 43, 53, 66, 68, 77, 83), которые сглаживают черты вертикальной поясности. Однако они составляют незначительную часть малакофауны. Малакокомплексы предгорных лесов с примесью ясеня и ольхи клейкой, произрастающих во влажных и плохо дренируемых понижениях, отличаются наличием следующих видов: № 3, 5, 9, 10, 35, 36, 37, 44, 52, 60, 69, 71, 75, 78 (табл. 1), которые в горных лесах уже не обитают или проникают только во влажные фитоценозы горных долин. Эти же моллюски встречаются в равнинных лесах (равнинные виды). Малакокомплексы предгорных лесов других типов (закарпатские скальнодубовые и прикарпатские буково-дубовые) имеют уже черты горнокарпатской фауны, но включают ряд видов, тяготеющих в вертикальном распространении к предгорьям (табл. 1: № 6, 14, 24, 26, 56, 73, а для Закарпатья также 16, 32, 84). Их популяции нередко встречаются и выше — в лесах нижнего лесного пояса. Вертикальная приуроченность отдельных видов, как и вообще вертикальная поясность карпатской малакофауны, не имеет четких границ (см. дальше), и некоторые моллюски, характерные для предгорий, местами проникают также в выше расположенные леса. Кроме того, вырубка лесов и высокие антропические нагрузки привели к исчезновению некоторых из этих моллюсков во многих местах предгорной зоны. Теперь они стали там редкими, и их разрозненные популяции чаще можно обнаружить в выше расположенных лесах, где меньше хозяйственная деятельность человека.

Для нижнего лесного пояса не отмечено свойственных только ему видов. Здесь распространено множество моллюсков, общих с предгорной зоной (см. табл. 1). Многие из них повсеместно встречаются в широколиственных и смешанных (елово-пихтово-буковых) лесах нижнего пояса, подымаясь до ельников. Однако часть этих общих с предгорьями моллюсков (табл. 1: № 7, 40, 55, 62, 76, 85) распространена только в полосе широколиственных лесов. Малакокомплексы смешанных лесов еще включают виды, общие с ельниками, которые можно назвать полувысокогорными (табл. 1: № 15, 47, 54, 74, 81). К ним близки по своему вертикальному распространению бореальные виды (табл. 1: № 13, 39). Через леса нижнего пояса до ельников протягиваются в виде узких полос вдоль многочисленных горных рек и потоков фитоценозы горных долин — сероольшаники и заросли подбела судетского, которые населяют влаголюбивые малакокомплексы. Они образованы моллюсками с

---

* *Clausilia dubia*, в отличие от других видов этого малакокомплекса, иногда встречается в лесных условиях.

Таблица 1. Вертикальное распределение наземных моллюсков Карпат

Виды и подвиды	Леса юго-западного макросклона					Растительность субальпийского пояса	Леса северо-восточного макросклона			
	предгорья Закарпатья		нижний пояс		верхний пояс		верхний пояс	нижний пояс		предгорья Прикарпатья
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. *Acicula parcelineata*										
2. *A. polita*										
3. *Carychium minimum*										
4. *C. tridentatum elongatum*										
5. *Cochlicopa lubrica*										
6. *Sphyradium doliolum*										
7. *Argna bielzi*										
8. *Acanthinula aculeata*										
9. *Vertigo substriata*										
10. *V. pusilla*										
11. *V. modesta alpestris*										
12. *Columella edentula*										
13. *C. columella*										
14. *Merdigera obscura*										
15. *Ena montana*										
16. *Chondrula bielzi*										
17. * *Serrulina serrulata*										
18. *Cochlodina orthostoma*										
19. *C. laminata*										
20. *Ruthenica filograna*										
21. *Macrogastra tumida*										
22. *M. latestriata latestriata*										
23. *Clausilia cruciata*										
24. *C. pumila pumila*										
25. *C. dubia*										
26. *Laciniaria plicata*										
27. *Pseudalinda fallax*										
28. *P. stabilis*										
29. *Vestia elata*										
30. *V. gulo*										
31. *V. turgida turgida*										
32. *V. turgida procera*										
33. * *V. turgida elongata*										
34. *Bulgarica cana*										
35. *Succinea putris*										
36. *Succinella oblonga*										
37. *Oxyloma elegans*										
38. *Punctum pygmaeum*										
39. * *Discus ruderatus*										
40. *D. perspectivus*										
41. *Arion subfuscus*										
42. *A. silvaticus*										
43. *Euconulus fulvus*										
44. *Vitrina pellucida*										
45. *Semilimax semilimax*										
46. *S. Kotulai*										
47. *Eucobresia nivalis*										
48. *Vitrea diaphana diaphana*										
49. * *V. diaphana erjaveci*										
50. *V. transsylvanica*										
51. *V. crystallina*										
52. *Nesovitrea hammonis*										
53. *Aegopinella pura*										
54. *A. nitens*										
55. *A. epipedostoma juncta*										
56. *Oxychilus glaber striarius*										
57. *O. depressus*										
58. *O. orientalis*										
59. *Carpathica calophana*										
60. *Zonitoides nitidus*										

Продолжение таблицы 1

Виды и подвиды	Леса юго-западного макросклона: предгорья Закарпатья		Леса юго-западного макросклона: нижний пояс		Леса юго-западного макросклона: верхний пояс	Растительность субальпийского пояса	Леса северо-восточного макросклона: верхний пояс	Леса северо-восточного макросклона: нижний пояс		Леса северо-восточного макросклона: предгорья Прикарпатья
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
61. *Deroceras rodnae*	—	—	—	—				—	—	—
62. *D. moldavicum*		—	—						—	—
63. *D. occidentale*				- -	—	—	—	- -		
64. *Lehmannia marginata*	—	—	—	—				—	—	—
65. *L. macroflagellata*				- -	—	—	—	- -		
66. *Limax cinereoniger*	—	—	—	—	—		—	—	—	—
67. * *L. bielzi*			- -							
68. *Bielzia coerulans*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69. *Bradybaena fruticum*	- -	- -	- -	- -		•		- -	- -	- -
70. * *Pliculeria lubomirskii*			- -					- -	- -	- -
71. *Trichia hispida*			- -	- -					- -	- -
72. * *T. villosula*		- -	- - ?							—
73. *T. bielzi*		—	- -						- -	—
74. *Edentiella bakowskii*			- -	—	—	—	—	—	- -	
75. *Perforatella bidentata*	- -	- -	- -							- -
76. *P. dibothrion*	—	—	—						—	—
77. *Monachoides vicina*	—	—	—	—	- -		- -	—	—	—
78. *Pseudotrichia rubiginosa*	- -									- -
79. *Prostenomphalia carpathica*					—	- -	—			
80. *Faustina faustina*		—	—	—				—	—	—
81. *Arianta arbustorum*			—	—	—	—	—	—	—	
82. *A. aethilops petrii*					—	—	—			
83. *Isognomostoma isognomostoma*		—	—	—	- -		- -	—	—	—
84. *Drobacia banatica*		—	- -							
85. *Helix pomatia*	—	—	—						—	—
Всего видов и подвидов	30	57	58	51	28	20	29	54	56	61
эндемиков	5	21	23	16	12	11	13	19	21	20
среднеевропейских горных	2	10	8	8	4	2	4	8	8	9
европейских лесных	12	19	20	20	7	4	7	19	21	21
палеарктических и голоарктических	11	6	7	7	5	3	5	8	6	11
эвксинских	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечания. В табл. 1 и 2 даны следующие обозначения: 1 и 10 — леса из обыкновенного дуба; 2 — из скального дуба; 3 — буковые леса; 4 и 8 — елово-пихтово-буковые; 5 и 7 — еловые; 9 — пихтово-буковые; 6 — растительность субальпийского пояса; звездочкой обозначены виды и подвиды с локальным распространением и указаны для тех типов леса, где они обнаружены; вопросительным знаком отмечено распространение в Закарпатье видов, известных по литературным данным (Traxler, 1894).

различной вертикальной приуроченностью — отдельные субинтерзональные (табл. 1: № 4) и интерзональные моллюски (№ 21, 28, 30, 38, 41, 43), полувысокогорные, бореальные и некоторые равнинные виды (№ 5, 9, 10, 36, 44). Ближе к предгорьям во влаголюбивых малакокомплексах выпадают бореальные и частично полувысокогорные виды (№ 13, 15, 39, 54, 81), но появляется больше равнинных (№ 12, 35, 60, 71, 75).

Малакокомплексы верхнего лесного пояса представлены рядом характерных видов (табл. 1: № 23, 46, 63, 79, 82). Нередко некоторые из них (№ 23, 46, 63) населяют также смешанные леса, образуя переходные малакокомплексы.

Малакокомплексы субальпийского пояса представляют виды и подвиды, общие с ельниками.

Степень сходства малакофауны разных типов леса продемонстрирована в табл. 2, из которой следует, что лесные малакокомплексы предгорий и нижнего лесного пояса весьма близки между собой (значения

Таблица 2. Сходство малакофауны разных типов лесной растительности

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	**30**	80	73	67	28	20	28	60	73	97
2	55	**57**	81	72	46	35	45	67	75	88
3	50	80	**58**	90	68	65	66	85	93	81
4	49	68	84	**51**	86	80	83	96	94	78
5	28	31	44	61	**28**	100	100	89	75	46
6	16	18	33	45	83	**20**	100	85	70	40
7	27	30	44	60	98	82	**29**	90	76	45
8	43	65	82	91	61	46	87	**54**	91	74
9	51	74	91	90	50	37	52	89	**56**	84
10	64	85	79	71	29	20	29	70	80	**61**

Примечания. Числа по диагонали обозначают количество видов и подвидов для каждого типа лесной растительности; в нижней от диагонали половине таблицы даны значения степени общности (%) малакокомплексов, в верхней — меры включения, высчитанные соответственно по индексам Чекановского — Сьеренсона и Шимкевича—Симпсона (Песенко, 1982).

степени общности и меры включения часто превышают 50 %) из-за включения в их состав множества общих моллюсков и сравнительно небольшого числа характерных видов с узкой вертикальной приуроченностью. Значительно больше своеобразие фауны выражено в верхнем лесном поясе, где заметно выше роль высокогорных эндемиков. Малакокомплексы субальпийской растительности представляют собой обедненный вариант малакофауны ниже расположенных ельников.

Вертикальная поясность нередко нарушается локальными климатическими проявлениями и особенностями рельефа. Так, вследствие горнодолинной циркуляции воздуха и температурных инверсий, малакокомплексы широколиственных лесов поднимаются по широким долинам. Напротив, полувысокогорные и бореальные виды опускаются даже в полосу широколиственных лесов, где обитают во влажных местах возле ручьев и потоков, узких долин и межгорий. Вдали от равнины, куда теплые воздушные массы не проникают, в узких и глубоких долинах и котловинах, замкнутых со всех сторон горами, ельники и смешанные леса с высокогорными и полувысокогорными моллюсками опускаются ниже, чем в других местах Карпат. Некоторое нарушение зональности бывает связано также с экспозицией горных склонов: обычно на южных склонах теплее и суше, чем на северных. По целому ряду причин на северо-восточных макросклонах Карпат ельники и смешанные леса с их малакофауной имеют гораздо бо́льшую вертикальную ширину, чем на юго-западных макросклонах, где они выражены на самых высоких горных хребтах. Соответственно наблюдается и вертикальное перераспределение определенных групп моллюсков. Однако действие всех перечисленных причин, нарушающих вертикальную поясность постепенно уменьшается с высотой и в высокогорье проявляется слабо.

Байдашников А. А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1985— **135**.— С. 44—66.
Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М.: Наука, 1982.— 288 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Андриенко Т. Л. Растительность Украины //Природа Украинской ССР. Растительный мир.— Киев : Наук. думка, 1985.— С. 130—200.
Bąkowski J. Mięczaki Galicyjskie. Odbitka z Kosmosu.— Lwow, 1885.— 103. s.
Traxler L. A Munkacs Kōrnyékén ébő házas csigák és kagylók rendszeres jegyzeka // Természetrajzi Fūzetek.— Budapest, 1894.— **17**, N 3/4.— S. 85—92.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 23.03.87